Kloake und Phallus des Schafes und Schweines.

Inaugural-Dissertation

zur

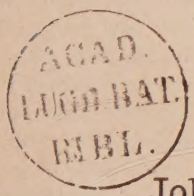
Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Alexanders-Universität Erlangen



vorgelegt

von

Johannes Schwarztrauber
aus Mascoutah
K. Stabsveterinär im K. B. 10. Feld-Artillerie-Regiment.

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Mai 1903.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1903.

52

Sonderabdruck aus: Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXII. Heft 1.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Johannes Schwarztrauber, — protestantischer Konfession — zu Mascoutah, Illinois, Nordamerika am 15. Januar 1862 als Sohn des Kaufmanns Heinrich Schwarztrauber und seiner Ehefrau Anna Marie geb. Eisenmayer.

Im Herbste 1881 trat ich mit dem Zeugnis der Reife für die 3. Gymnasialklasse aus dem Gymnasium zu Zweibrücken aus und studierte 1881—1886 Tierheilkunde an der Tierärztlichen Hochschule in München und Hannover. Nach bestandenem Approbationsexamen vor der K. preußischen Prüfungs-Kommission in Hannover 1887 widmete ich mich dem bayerischen Militärdienste als Veterinär, unterzog mich als solcher dem vorgeschriebenen Staatsexamen behufs Erlangung der Funktion eines amtlichen Tierarztes vor der K. bayerischen Prüfungs-Kommission in München 1892 und wurde am 1. Oktober 1902 zum K. Stabsveterinär im K. 10. Feld-Artillerie-Regiment ernannt. An der K. Universität Erlangen studierte ich 1902—03 Zoologie, Botanik und Geologie und vollendete unter Herrn Professor Fleischmanns Anleitung vorstehende Arbeit.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549826_0062

Als ich vor Jahresfrist von Herrn Prof. FLEISCHMANN aufgefordert wurde, das Schicksal des Urodäums der Säugetiere genauer zu verfolgen, habe ich in den ersten Monaten meiner Studien die in jedem Schlachthofe massenhaft anfallenden Embryonen des Schweines mit großer Zuversicht als Beobachtungsobjekte gewählt, weil RATHKES klassische Untersuchung über die Afterdammbildung vorzugsweise an Schweineembryonen ausgeführt wurde, und weil auch die späteren Forscher wahrscheinlich wegen der Bequemlichkeit der Materialbeschaffung diese Säugetierart bevorzugt hatten. Allmählich nach langer vergeblicher Arbeit sah ich aber ein, daß Schweine nicht das geeignete Objekt sind, um die Teilung der Kloake klar zu erkennen; ich versuchte es daher, ob nicht an Schafembryonen, die ich während der Herbstmonate erhielt, besserer Aufschluß zu finden sei. Gleich die ersten Probeserien zeigten mir, daß ich einen glücklichen Griff getan hatte, und bestimmten mich, späterhin ausschließlich Embryonen des Schafes zu studieren. An keinem andern Objekte scheinen die Vorgänge der Afterdammbildung so durchsichtig zu sein, wie bei dem Schafe. Ich empfehle aus diesem Grunde jedem, der sich durch eigne Anschauung über dieses Kapitel der Entwicklungsgeschichte unterrichten will, das Schaf zu studieren und Schweineembryonen nur nebenbei zu betrachten.

Um sichere Resultate zu erzielen, habe ich das Beobachtungsmaterial möglichst vollständig gesammelt und von den für die morphogenetische Deutung wichtigen Entwicklungsphasen womöglich immer mehrere Objekte geprüft.

Die nachfolgende Tabelle gibt die Übersicht der in Schnittserien zerlegten Embryonen. Leider hinderte es ein ungünstiges Geschick, auch ganz junge Embryonen zu sammeln.

Untersuchungsmaterial.

1. Schweine.

(61 Embryonen von folgender Scheitelsteißlänge.)

1,4 cm	— 3 Stück	4,0 cm	— 2 Stück
1,5 »	— 3 »	4,7 »	— 2 »
1,9 »	— 4 »	4,8 »	— 1 »
2,0 »	— 5 »	4,9 »	— 1 »
2,1 »	— 3 »	5,0 »	— 1 »
2,3 »	— 1 »	5,5 »	— 1 »
2,5 »	— 3 »	6,0 »	— 2 »
2,6 »	— 3 »	7,0 »	— 2 »
2,7 »	— 3 »	8,5 »	— 1 »
2,8 »	— 3 »	9,0 »	— 2 »
2,9 »	— 5 »	11,0 »	— 1 »
3,0 »	— 2 »	12,0 »	— 1 »
3,5 »	— 2 »	14,0 »	— 3 »
3,8 »	— 1 »		

2. Schafe.

(55 Embryonen von folgender Scheitelsteißlänge.)

1,4 cm	— 1 Stück	4,0 cm	— 2 Stück
1,6 »	— 1 »	4,1 »	— 2 »
1,8 »	— 1 »	4,5 »	— 1 »
1,9 »	— 2 »	4,8 »	— 2 »
2,2 »	— 1 »	5,0 »	— 2 »
2,5 »	— 1 »	5,2 »	— 1 »
2,6 »	— 3 »	5,3 »	— 2 »
2,7 »	— 2 »	6,0 »	— 1 »
2,9 »	— 1 »	6,5 »	— 1 »
3,1 »	— 3 »	6,6 »	— 1 »
3,3 »	— 3 »	6,8 »	— 1 »
3,5 »	— 2 »	9,1 »	— 1 »
3,6 »	— 3 »	10,0 »	— 2 »
3,7 »	— 3 »	11,0 »	— 2 »
3,8 »	— 2 »	12,0 »	— 3 »
3,9 »	— 2 »	19,3 »	— 1 »

Den Umstand, daß ich ein so reichliches Untersuchungsmaterial bearbeiten und in Quer- und Längsschnitten studieren konnte, danke ich dem Entgegenkommen des Herrn Schlachthaustierarztes Dr. Zaggelmeier in Nürnberg. Ihm will ich auch an dieser Stelle bestens danken.

Ehe ich zur zusammenfassenden Schilderung meiner Beobachtungen übergehe, sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Fleischmann meinen herzlichsten Dank zu sagen für die Zuweisung der interessanten Arbeit und seine unermüdliche Unterstützung.

I. Die Beschaffenheit des Urodäums bei kleinen Embryonen.

Als Ausgangspunkt meiner Schilderung muß ich Schafembryonen von 1,4 cm Größe wählen, da es mir trotz vieler Bemühungen nicht gelang, jüngere Keime zwischen 5—13 mm zu erhalten. In diesem Stadium ist das Urodäum, d. h. der Darmabschnitt, welcher bisher entodermale Kloake genannt wurde, zwar sehr klein, doch kann man ihn sicher als Urodäum diagnostizieren; denn wie bei Sauropsiden erscheint er als blinde Endkammer des Darmes, besitzt einen ventralen Auswuchs, die Allantois, nimmt die Mündungsstücke der Wolffschen Gänge auf und stößt an das Ektoderm unterhalb der Schwanzwurzel. Die geringe Entfaltung des Urodäums korrespondiert mit der Kleinheit der primitiven Darmanlage selbst, welche einstweilen ein dünnes Rohr von unbedeutendem Lumen darstellt. Vorerst ist lediglich die entodermale Anlage des Urodäums im Mesoderm der hinteren Rumpfwand zu erkennen; denn es fehlen noch bestimmte Anhaltspunkte dafür, welche Mesodermzellen später die bindegewebigen und muskulösen Schichten seiner Wand bilden werden. Auch der hinterste Abschnitt des zylindrischen Darmentodermschlauches ist dem gleichartigen Mesoderm der kaudalen Rumpfgegend eingefügt, daß man weder an Längs-, noch an Querschnitten entscheiden kann, wo die Außengrenze seiner Muskelhülle zu suchen ist. Darum beschreibe ich ausschließlich die epitheliale Anlage des Urodäums nach einem Rekonstruktionsmodelle.

A. Die Form des Urodäums.

Wie die Abbildung desselben (Taf. I Fig. 1) zeigt, liegt das Urodäum unterhalb des zylindrischen Darmes (*R*) und besitzt bereits ansehnliche Ausdehnung, besonders in orokaudaler Richtung. Zwei

Abschnitte sind daran leicht nach Form und Stellung zu unterscheiden, nämlich eine kaudale, vom Enddarm ventral und median herabhängende, seitlich komprimierte Zone von unregelmäßig viereckigem Profil: Die Anlage der Uralplatte (*Up*) und eine bis zum Nabel reichende zweite Zone, welche von der oralen Ecke (*oe*) der Uralplatte aus, dem Rektum ungefähr parallel gerichtet, umbilikalwärts zieht, die Mündungen der WOLFFschen Gänge (*g*) aufnimmt und in die Allantois übergeht: Die Anlage des Uralsinus (FLEISCHMANN) (*Us*).

Letztere ist statt in seitlicher, in dorsoventraler Richtung abgeflacht zu einer horizontal liegenden Platte von ungefähr rhombischen Umrissen; denn ihre Breitenausdehnung wächst von der Oralecke (*oe*) der seitlich komprimierten Uralplatte bis zur Mündung der WOLFFschen Gänge und nimmt jenseits derselben gegen den Allantoisstiel der Nabelregion wieder ab.

Die Lichtung des Urodäums, welche ich an Längs- und Querschnitten durch einen Schaf- und vier Schweineembryonen von 1,4 und 1,5 cm Länge genau studiert habe, ist sehr unbedeutend und ungleichmäßig. Darum muß man einen soliden (Fig. 2 *Up*) und einen hohlen Teil (Fig. 2 *Us*) des Urodäums unterscheiden. Die Berücksichtigung dieses an den jungen Stadien ganz sinnenfälligen Merkmals wird uns später für die Deutung merkwürdiger, von TOURNEUX 1888 erkannter, aber seitdem unbeachteter Vorgänge wichtig werden, so nebensächlich jetzt die Tatsache auch erscheinen mag. Aus meinen Längsschnittserien habe ich den (Taf. I Fig. 2) abgebildeten Schnitt durch einen Schweineembryo von 1,4 cm Länge ausgewählt, da er auf einen Blick alle wichtigen Verhältnisse erläutert. Man sieht die verhältnismäßig große, solide Uralplatte (Fig. 2 *Up*), mit breitem Rande an das Ektoderm grenzen, oral vor derselben die schmale Lichtung, welche vom Enddarm deutlich in das Urodäum herabsteigt und zum oral gerichteten, dorsoventral abgeflachten Uralsinus (Fig. 2 *Us*) umbiegt. Dadurch ist eine direkte Kommunikation der Lumina des Enddarmes und der exoembryonalen Allantois gegeben. Dieser Befund charakterisiert die bisher als Kloake bezeichnete Anlage wirklich als die urodäale Endkammer des Darmes, wie sie bei Sauropsiden festgestellt wurde (vgl. Morpholog. Jahrb. Bd. XXX S. 556). Die Existenz der Uralplatte stimmt mit dem gleichen Befund bei Vögeln überein.

Die Fig. 2 erläutert weiter die wichtige, später erst in ihrer ganzen Bedeutung zu erkennende Tatsache, daß vom Enddarm ein

kaudal und schräg gegen die solide Uralplatte gerichtetes Epithelrohr abgeht (*Pa*), welches den eigentlichen Zusammenhang zwischen dem Rektum (*R*) und dem Urodäum bezw. ihren Höhlen vermittelt. Seine dorsale Grenze wird noch durch eine kleine Aussackung, den Rest des Schwanzdarmes (*S*), bezeichnet.

In der ersten Zeit meiner Untersuchungen habe ich mich lange mit der Frage gequält, ob man das kurze Zwischenstück dem Rektum oder dem Urodäum zurechnen soll, und oft hielt ich die Frage für einen müßigen Streit; denn es schien mir ganz vom Belieben des einzelnen abzuhängen, ob er die Grenze des Urodäums an den ventralen oder dorsalen Rand des Verbindungskanals (*Pa*) legen will. Nachdem ich viel darüber nachgedacht und viele Schnittserien geprüft habe, leuchtete mir die Meinung meines Lehrers, des Herrn Prof. Fleischmann immer mehr ein, dieses Zwischenstück als einen dorsal gerichteten Ausläufer des Urodäums zu deuten, also die Grenze des Urodäums am dorsalen Rande des zylindrischen Fortsatzes (zwischen den Buchstaben *R* und *S* der Fig. 2) zu suchen und als Rektum (*R*) nur den gerade verlaufenden Entodermschlauch, nicht seine ventral gekrümmte, scheinbare Fortsetzung anzusehen. Mit Berücksichtigung der spätern Schicksale dieses Teiles will ich dafür einen besondern Terminus einführen, indem ich ihn Analrohr des Urodäums, Pars analis urodaei (Fig. 2 *Pa*) nenne.

So sehr auch die neue Auffassung von allen bisherigen Angaben abweicht, hoffe ich doch, dem Leser den Beweis der Richtigkeit durch die Schilderung von Präparaten weiter vorgeschrittener Embryonen zu erbringen. Vorerst ist es noch ganz unmöglich, anderweitige Gründe hierfür anzugeben; nicht einmal der histologische Charakter des Entodermepithels läßt irgendwelche Besonderheiten erkennen.

Ich fasse das Resultat meiner Erwägungen daher vorläufig in die kurzen Thesen: An dem Urodäum der Säugetiere ist in frühem Embryonalstadium ein dorsaler Abschnitt, das Analrohr, differenziert, in welchen das Rektum einmündet. Der Zusammenhang des Analrohres mit dem Rektum ist untrennbar. Wenn später das Urodäum von dem Darm gelöst wird, bleibt das Analrohr am Rektum haften.

B. Die Lage des Urodäums.

Die urodäale Endkammer des Darmes liegt dem Mesoderm der hinteren Rumpfwand vollständig eingebettet, d h. außerhalb der

Leibeshöhle. Dadurch offenbart sich eine merkwürdige Ähnlichkeit mit dem Schlund des Vorderdarmes, welcher gleichfalls außerhalb des Cöloms vom soliden Mesoderm der Kopfregion umfaßt wird. Die Leibeshöhle sendet bloß einen schmalen halbrinnenartig gekrümmten Ausläufer (Fig. 2 *C*) kaudalwärts zwischen den Enddarm und den Sinus urodaei (man könnte ihn die Excavatio recto-urodaealis nennen) ziemlich nahe an den oralen Rand der senkrechten Uralplatte, bezw. des Analrohres. Abgesehen von der unbedeutenden Beziehung zwischen Leibeshöhle und Urodäum darf man aber behaupten, daß das Urodäum auf dieser Entwicklungsstufe einem bestimmten Abschnitt der soliden Rumpfwand wirklich eingefügt ist, ähnlich wie die Ur- und Dauernieren in der dorsalen Cölomwand stecken und bloß mit ihrer ventralen Fläche in die Leibeshöhle schauen. Die Verbindung von Rumpfwand und Urodäum dauert während des ganzen Lebens und ist beim Studium der folgenden Veränderungen wohl im Sinne zu behalten. Um das Verhältnis scharf zu bezeichnen, und um zugleich die Möglichkeit zu gewinnen, die spätern Zustände auf die einfache Anlage vergleichend zu beziehen, will ich die Zone der Körperwand, welche die epitheliale Anlage des Urodäums umschließt, die Urodäalregion des Rumpfes nennen. Ihre Grenzen (Fig. 2) sind dorsal durch die Wurzel des Schwanzes (*s*), ventral durch den Nabel (*n*) und lateral durch die beiden Grenzfurchen (Schenkelfurchen) der hinteren Extremitäten (Fig. 4 und 5 *f*) abgesteckt. Also handelt es sich um die mediane Zone der hinter dem Nabel gelegenen subkaudalen Rumpfwand, welche frühzeitig mit der Anlage der hinteren Amnionfalte und der Allantois gebildet wird. Sie zeichnet sich schon bei Schafembryonen von 1,4 cm dadurch aus, daß sie kuppenförmig vorgewölbt (Fig. 2) ist und einem von den hinteren Extremitäten eingefriedigten, unpaaren Hügel gleicht. In den nächsten Stadien (Schafembryonen von 1,8—2,1 cm (Taf. I Fig. 3) gewinnt der Hügel ansehnliche Größe und springt als konischer Zapfen über die Bauchfläche vor. Deswegen wurde er von allen früheren Untersuchern beobachtet und als Genitalhöcker bezeichnet. Ich ziehe es jedoch aus weiter unten erhellenden Gründen vor, den von Fleischmann eingeführten Namen: vordere Afterlippe oder Urallippe, zu gebrauchen. Die ursprüngliche Urodäalregion der Rumpfwand erscheint also eine Zeitlang in Gestalt eines vorragenden Zapfens, eben der Urallippe, deren querovale Basis (*B*) an die Schwanzwurzel und den Nabel stößt, während sie lateral von den hinteren Extremitäten flankiert wird. Die

kaudale (*s*) und umbilikale (*n*) Grenzlinie wird uns weiterhin als sichere Marke dienen, um auch an älteren Embryonen die mannigfaltigen Derivate der Urallippe wieder zu erkennen.

Der neue Terminus ist der Bezeichnung Genitalhöcker vorzuziehen, weil der Vorsprung nicht bloß die Anlage der äußern Geschlechtswerkzeuge, sondern die Anlage aller Regionen bedeutet, welche die menschliche Anatomie als Regio analis, perinealis (urogenitalis, pudendalis) pubica, umbilicalis aufzählt, und weil an ihm der künftige After sowie die Urogenitalöffnung entstehen wird.

Es ist daher notwendig, die einzelnen Abschnitte der Urallippe noch besonders zu benennen. Ich werde ihre querovale, zwischen Schwanzwurzel, den Extremitäten und dem hinteren Nabelrand liegende Wurzel als Basis (Fig. 3 *B*), die frei vorragende Spitze als Gipfel oder apikale Zone (Fig. 3 *Az*) unterscheiden. Die sowohl nach dem dorsalen, als nach dem ventralen Rande der Basis abgeschrägten Flächen der Urallippe müssen zur Erleichterung des Verständnisses ebenfalls bezeichnet werden. So soll der gegen die Schwanzwurzel geneigte Teil ihrer Oberfläche der kaudale Abfall (Fig. 3 *Ka*), der entgegengesetzte, zu dem Nabel schroff abstürzende Teil der umbilikale Abfall (Fig. 3 *Ua*) heißen. Die lateralen Flächen der Urallippe sind schmal und dachen sich in der ersten Zeit ziemlich schräg zur Schenkelfurche der Extremitäten ab (Figg. 4 und 5 *f*).

Wenn man die Bauchseite kleiner Schafembryonen von 15 bis 25 mm Länge anschaut, nachdem deren Kopf und Schwanz vorsichtig gestutzt wurde, so fällt die morphologisch wichtige Modellierung der Urodäalregion durch den Gegensatz zur präumbilikalen Körperhälfte besonders auf. Man sieht die ventrale Rumpfwand, durch das Herz und die mächtige Leber gleich einem fetten Schmerbauch vorgewölbt, sowohl gegen den Kopf, wie hinter dem Nabel in jäher Bogenkrümmung abflauen, während jenseits der Nabelbeuge die Urallippe als ein neuer kegelförmiger Zapfen heraustritt.

In diese Urallippe springt nun die lateral komprimierte Endplatte des Urodäums, d. i. die Uralplatte (Figg. 2, 3 *Up*), gleich einem medialen Epithelseptum ein und dringt bis an das Ektoderm des kaudalen Abfalles, um einem lang ausgezogenen Medianstreifen desselben ihren schmalen Kaudalrand anzulegen (Fig. 4 *a*, *b*, *c*, *Up*). Immer erreicht die Uralplatte den höchsten Punkt des Lippengipfels (Fig. 2 *Az*) und streicht von da dem kaudalen Abfall entlang, aber sie gelangt nicht bis zum kaudalen Rande der Lippenbasis, d. h. an jenen Punkt, wo sich die Urallippe in die Schwanzwurzel (*s*)

umschlägt. Von der genannten Stelle bleibt die Uralplatte, wie Fig. 2 deutlich erkennen läßt, um eine unbedeutend kurze Strecke entfernt. Ich füge gleich hinzu, daß sie sich niemals während der ganzen Embryonalzeit weiter basalwärts ausdehnt. So stark sie auch in apikaler Richtung wachsen wird, basal ist ihr eine unüberwindliche, morphologische Grenze gesteckt. Wenn ich jetzt schon späterer Entwicklungsstadien Erwähnung tun darf, so kann ich mitteilen, daß das von der Uralplatte freigehaltene Medianfeld der Lippenbasis (Fig. 2 *Adf*) die Anlage der After- und Dammgegend ist.

Eine Kloakenöffnung des Urodäums an der Urallippe, wie man sie nach den älteren Beschreibungen erwarten sollte, ist nicht vorhanden. Auch dem an das Ektoderm stoßenden Teile der Uralplatte fehlt jegliches Lumen. Die ganze Uralplatte ist eben bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,4—1,5 cm Länge eine Epithellamelle ohne Lichtung. Die Höhle des Urodäums (Fig. 2) liegt am oralen Rande der Uralplatte, ferner im Sinus urodaei und in der Pars analis urodaei. Auch dieses Verhalten wird von mir nur deshalb betont, weil seine Kenntnis für das Verständnis der Afterbildung unbedingt notwendig ist. Man kann die hier herrschenden Verhältnisse kurz in die Regel zusammenfassen: die Uralplatte wird nicht bloß solid angelegt, sondern erhält auch erst spät eine Lichtung.

II. Die Lageänderung des Analrohres.

Entsprechend dem allgemeinen Wachstum des Embryos vergrößert sich in der nächsten Zeit die ganze Urodäalregion. Bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,9—2,1 cm Steißscheitellänge ist sie fast doppelt so groß, als bei den jüngsten Stadien meines Arbeitsmaterials geworden, wie die Medianschnitte (Taf. I Figg. 2 und 3) deutlich zeigen. Mit der Größenentfaltung wird die Form ihrer Bestandteile wesentlich geändert, sowie die Oberfläche reicher modelliert. Besonders fällt bei Embryonen von 1,9 cm Größe die Längenausdehnung der Urallippe in sagittaler Richtung auf, und zwar ist es der kaudale Abfall, welcher bedeutend vergrößert wurde, so daß der ursprünglich längere, umbilikale Abfall nunmehr von annähernd gleicher Ausdehnung ist (Taf. I, Figg. 2, 3). Da die rechte und linke Seitenfläche der Afterlippe nach der Schenkelfurche hin mehr entfaltet wird, verwandelt sich die Urallippe in einen flachkegelförmigen Wulst mit breiter Basis. Die Fig. 3 Taf. I, ein Medianschnitt durch die Afterlippe eines Schafembryos von 1,9 cm,

erweckt eine nicht ganz richtige Vorstellung von ihrer Form. Man denkt bei ihrem Anblick, die Urallippe sei ein schmaler, konischer Zapfen, wenn man nicht zugleich die entsprechenden Querschnitte (Fig. 4) sieht, welche die sanfte laterale Abdachung bezeugen.

Die Photographie eines nach Querschnitten durch einen Schafembryo von 1,8 cm Länge angefertigten Modells (Fig. 5 *a*) zeigt ferner, daß der konische Gipfel der Urodäalregion, der an jüngeren Embryonen so sehr auffällt (Fig. 1), trotz der Abflachung der Lippenhauptmasse sich deutlich abhebt und als kurzer Vorsprung noch lange Zeit erkannt werden kann, während die steile Neigung des Lippenabfalles mehr und mehr schwindet. Am kaudalen Abfall der Urallippe erhebt sich an der Stelle des späteren Afters das Ektoderm kuppenförmig über die Umgebung (Fig. 5 *a M*). Während die transversale Abflachung der Afterlippe weiterschreitet, tritt auf ihren beiden Seitenflächen, d. h. zwischen dem unpaaren Höcker und den Schenkelfurchen je ein symmetrischer kleiner Wulst, die Anlage des Hodensackes, bezw. der Labia majora (Fig. 4 *b*, 4 *c H*, Fig. 5 *a H*) auf.

Mit dem Wachstume der oberflächlichen Teile nimmt das Urodäum entsprechend an Größe zu und zwar hauptsächlich in kaudoapikaler Richtung. Da die ventrale Ecke der medianen Uralplatte von vorn herein bis in den Gipfel der Urallippe reicht und stets mit ihm morphologisch verbunden bleibt, so wird die Entodermplatte bei der Verlängerung der Urallippe umbilikalwärts ausgezogen (Fig. 5 *b Up*). Ihre Länge hängt also direkt von der Länge der Afterlippe ab. Diese Beziehung zwischen der Spitze der entodermalen Urodäumplatte und dem Gipfel der Urallippe bleibt für die ganze Lebenszeit bestehen. Sie gibt dem Untersucher eine sichere Marke, um den Lippengipfel in jedem Fall mit Bestimmtheit zu erkennen. Der dorsale Rand der Uralplatte dagegen zeigt keine Veränderung, er steht ganz gering entfernt von der Lippenbasis und das Afterdammfeld (Fig. 5 *a Adf*) ist nur wenig größer geworden, als ich oben beschrieben habe. Daraus glaube ich mit Sicherheit schließen zu dürfen, daß die vor dem Afterdammfeld liegende Gipfelzone der Urallippe lebhaftere Wachstumsenergie entfaltet.

Was die Form des Urodäums anlangt, so sind wesentliche Veränderungen beim Schafembryo von 1,9 cm nicht aufgetreten, abgesehen davon, daß das Urodäum überhaupt größer geworden ist und eine lange, schmale Uralplatte besitzt. Der ursprünglich dorsoventral zusammengedrückte, ein halbmondförmiges Lumen einschließende

Sinus urodaealis ist jetzt blasig erweitert, indem die dorsale Wand von der ventralen weggeschoben und wie eine Kuppel dorsalwärts konvex gekrümmt wurde, die ventrale Wand dagegen flach blieb (Fig. 3 *Us*). Umbilikalwärts verjüngt sich der blasige Sinus in einen langen Hohlstiel, der zu der exoembryonalen Allantois führt.

Ein ganz unerwartetes Bild aber zeigt die Pars analis urodaei. Statt in deutlicher Entfernung vom Ektoderm trifft man sie jetzt dem Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles dicht angeschmiegt und direkt vom Ektoderm bedeckt (Fig. 3 *Pa*). Alle andern Beziehungen sind die gleichen geblieben. Ihre Verbindung mit dem Rektum einerseits, dem dorsalen Rand der Uralplatte andrerseits besteht wie vorher (Fig. 3).

Nur die Kommunikation des Analrohrlumens mit dem Sinus urodaei, welche bei den jungen Schweineembryonen (1,4 cm Länge) längs der oralen Kante der Uralplatte bestand, ist aufgehoben. Der Stilcharakter einer soliden Doppellamelle beherrscht jetzt die ganz entodermale Uralplatte und trennt die Höhle des Urodäums in zwei gesonderte Räume (Fig. 3): die Lichtung im Sinus urodaei (*Us* und das kleine Lumen im Analrohr (*Pa*). Der zwischen beiden eingeschobene, solide Abschnitt betont die Trennung der Lumina so scharf, daß auf den ersten Anblick (Fig. 3 *Pa*) das Lumen des Analrohres eher wie ein Endabschnitt der Rektallichtung erscheint. Es sieht gerade so aus, als wäre das blind geschlossene Rektum gegen das Ektoderm gewachsen, dort durch die oberflächliche Zellschicht aufgehalten, breit gedrückt worden und hätte einen schmal zungenförmigen, hohlen Ausläufer gegen die Uralplatte vorgestoßen, ohne damit eine wirkliche Kommunikation zu erzwingen. Trotzdem spreche ich den kurzen Teil nicht als Rektum, sondern als Analrohr des Urodäums an, weil es sich genau so verhält, wie in jüngeren Stadien. Es hängt an der Dorsalecke der Uralplatte und zieht in der Medianebene der Urodäalregion als ein hohler, zylindrischer Strang dorsalwärts gegen das Rektum. Nur insofern fallen Veränderungen auf, als die Pars analis urodaei ursprünglich unter spitzem Winkel zwischen beiden eingeschaltet, sowie durch Mesoderm vom oberflächlichen Ektoderm ferngehalten war, während sie jetzt fast rechtwinklig vom Darm gegen das Urodäum zieht und dicht unter dem Ektoderm am Afterdammfeld liegt. Die Berührungszone ist sehr klein, ihre Länge beträgt nur 0,02 mm.

Wegen späterer Ereignisse will ich noch hinzufügen, daß das

Analrohr nicht ganz bis zum kaudalen Rand der Lippenbasis reicht, sondern um ein Geringes davon entfernt endet. Es legt sich also nicht dem ganzen Afterdammfeld an und läßt einen schmalen, kaudalen Streifen desselben, welchen ich die Postanalzone (Fig. 3 *Pz*) nennen will, unberührt.

Wenn man den Zustand des Analrohres bei jüngeren und älteren Schafembryonen vergleicht, kommt man zu der Ansicht, daß die Veränderung in den Größenstadien zwischen 1,4—1,9 cm Länge hauptsächlich in einer Lageverschiebung gipfelt; denn bedeutende Unterschiede in der Größe und Form sind mir nicht aufgefallen und ich konnte auch nicht finden, daß Darm und Uralplatte dorsoventral weiter auseinander gerückt wurden. Dagegen liegt das Analrohr beim Embryo von 1,9 cm Länge anders. Früher war es weiter vom Ektoderm des kaudalen Abfalles entfernt, jetzt ist es demselben parallel gerichtet und so dicht angeschmiegt, daß sogar das Ektoderm der Berührungszone vorgewölbt wird (Fig. 5*a M*). Man gewinnt also (Schafembryonen 1,5—1,9—2,2 cm Länge) den Eindruck, als sei das Analrohr durch die Mesodermschichten, welche früher zwischen dem urodäalen Darmhenkel und dem Ektoderm lagen (Fig. 2), an die Oberfläche der Urallippe herangeschoben worden. Doch möchte ich, um Mißverständnissen vorzubeugen, ausdrücklich betonen, daß ich durch diesen Ausdruck nicht einen wirklichen Vorgang schildern will, den ich nicht sehen konnte, weil ich lediglich die Befunde bei verschiedenen, jüngeren oder etwas weiter vorgeschrittenen Embryonen prüfte. Ich gebe damit nur den Eindruck wieder, den mir der Vergleich verschiedener Embryonalzustände gemacht hat.

Da außer Tourneux kein Embryologe ähnliche Gedanken geäußert hat, wird man vielleicht geneigt sein, an der Richtigkeit der Beobachtung zu zweifeln. Ich bekenne daher, daß auch mein Lehrer, Herr Prof. Fleischmann, und ich uns anfänglich sehr skeptisch gegen den Befund an dem ersten Präparate verhielten, das noch dazu nicht so deutlich wie das (Fig. 3) abgebildete war. Wir haben daher weitere Embryonen untersucht, bis wir durch günstigen Zufall noch drei andre Längsschnittserien von Schafen (2 Embryonen 1,9 cm, 1 Embryo 2,5 cm) erhielten, welche übereinstimmend die gleichen Verhältnisse erkennen ließen. Zur Kontrolle der Längsschnitte habe ich dann noch Querschnittserien durch einige Embryonen des entsprechenden Alters gelegt. Sie haben die Richtigkeit der an den Längsschnitten gewonnenen Auffassung Fleischmanns durchaus bestätigt. Endlich zeigte das Studium der Literatur, daß

Tourneux und Retterer dasselbe schon vor einem Jahrzehnt gesehen hatten.

Wegen der Wichtigkeit der Tatsache bilde ich neun aufeinanderfolgende Schnitte ab (Taf. I Fig. 6 *a—i*) und berichte zusammenfassend über die Befunde an diesen Serien. Der Enddarm steigt als ein verhältnismäßig dickes Rohr aus der Leibeshöhle in die solide Urodaealregion und gelangt mit schwacher Krümmung an die Pars analis urodaei, welche dem Ektoderm des Afterdammfeldes so dicht angeschmiegt ist, daß das Ektoderm ein klein wenig vorgewulstet wird (Fig. 6 *b*, *c*). Dann zieht das hohle Analrohr unter dem Ektoderm apikalwärts, freilich nicht gleichmäßig weit, sondern sich allmählich verjüngend (Fig. 6 *d*, *e*, *f*, *g*, *h*) und geht ohne Grenze in die solide Uralplatte über (Fig. 6 *i*). Durch diese Präparate ist die Existenz, sowie die morphologische Selbständigkeit des hohlen Analrohres des Urodäums einwandfrei nachgewiesen. Weitere Bestätigung wird die Analyse späterer Stadien bringen. Der Enddarm hängt wirklich mit einem röhrenförmigen Ausläufer der soliden Uralplatte zusammen.

Von besonderem Interesse erscheint der Umstand, daß nunmehr ein hohler Teil des Urodäums, eben das Analrohr, an das Ektoderm des kaudalen Abfalles der Urallippe grenzt; denn bei den jüngeren Embryonen des Schafes (1,4—1,5 cm Länge) berührte nur die solide Uralplatte das Ektoderm. Das Urodäumlumen lag viel tiefer in der Rumpfwand am oralen Rand der Uralplatte, im Sinus und im Analrohr, während jetzt eine unzweifelhaft innerhalb der entodermalen Anlage entstandene Lichtung direkt unter dem Afterdammfeld liegt. Die solide Uralplatte hat freilich noch gar keine Anstalten getroffen, um den Formzustand des hohlen Uralkanals zu gewinnen.

Das Ergebnis unsrer Untersuchung verträgt sich nicht mit der landläufigen Lehre über die Teilung der Kloake. Wenn man es genau überdenkt, wird man zu dem Schlusse gedrängt, die Abtrennung des Enddarmes vom Urodäum muß auf eine ganz andre Weise erfolgen, als man bisher annahm. Schon die stilistische Grundform des Urodäums widerstreitet der allgemein gefestigten Meinung, daß zwei laterale Längsfalten an der Seitenwand der Kloake auftreten, um eine dorsale, halbrinnenförmige Zone derselben als zylindrisches Endstück des Rektums abzugliedern; denn statt einer wirklichen Höhle und statt der Trennungsfalten, die nach Retterer, Reichel, Keibel usw. bei Embryonen von 1,9 cm Länge deutlich

werden müßten, fanden wir das Urodäum in der Teilungszone als solide Platte ohne Hohlraum und deshalb auch ohne Seitenfalten. Also kann von einer Spaltung des Urodäums im Sinne RATHKES gar nicht die Rede sein. Die künftige Isolierung des Enddarmes ist auf eine ganz andre Weise durch die Existenz eines Analrohres des Urodäums vorbereitet. Dasselbe wird zunächst, ohne daß sein Zusammenhang mit dem Urodäum aufgehoben würde, an das Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles verlagert. Der After selbst entsteht hierauf durch einen sonderbaren Prozeß, welcher den bisherigen Untersuchern entgangen ist.

Ich würde nicht gewagt haben, diese Ansicht mit so bestimmten Worten vorzutragen, wenn wir nicht auch beim Schwein übereinstimmende Beobachtungen gemacht hätten. An einigen Präparaten ist sogar die Anlagerung des Analrohres noch viel augenfälliger, als beim Schafe. Zur Bekräftigung meiner Angabe will ich einen schönen Längsschnitt durch einen Schweineembryo von 2 cm Länge abbilden (Taf. I Fig. 7).

Ohne ausführliche Erklärung sieht man daran das Analrohr (*Pa*) gegen das Ektoderm des Afterdammfeldes am kaudalen Lippenabfall (*Ka*) hinter der soliden Uralplatte herangeschoben und seine distale Wand stark verdünnt, sowie buckelartig vorgewölbt (Fig. 7 *M* — Fig. 5 *a M*). Im Gegensatz zu den Präparaten vom Schafe ist hier das Lumen am oralen Rand der Uralplatte nicht verschwunden. Die Höhlen des Sinus urodaei, des Enddarmes und des Analrohres stehen in direkter Kommunikation. Beim Vergleich mit einem jüngeren Schweineembryo (Taf. I Fig. 2) kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Anwesenheit einer deutlichen Höhle dicht unter der Oberfläche des Afterdammfeldes allein der Verlagerung des Analrohres zu danken ist; denn die ganze bis zum Gipfel der Afterlippe reichende Uralplatte (*Up*) entbehrt noch durchweg jeglicher Lichtung. Wichtig ist die starke Krümmung des Analrohres gegen den Enddarm selbst, danach suche ich die Grenze zwischen beiden gerade an der Stelle (Fig. 7), wo der ziemlich gerade ziehende Darm mit einem Male ventral konvex abbiegt. Histologische Merkmale, nach welchen man das Epithel des Darmes vom Epithel des Urodäums sicher unterscheiden könnte, sind nicht vorhanden.

III. Die Entstehung des Afters.

Wenn wir bei älteren Embryonen das Rektum vom Urodäum abgetrennt und durch den Kotafter nach außen münden sehen, so

erheben wir die Frage, was aus dem Analrohr, der Pars analis urodaei geworden sei.

Soweit meine Erfahrung reicht, läßt sich dieses Problem durch die Untersuchung von Schafembryonen leicht lösen, weil hier die Verhältnisse am klarsten sind, indem eine für die morphologische Deutung außerordentlich wichtige Phase der Afterbildung sehr lange Zeit währt. Als Resultat meiner Beobachtungen darf ich mit Sicherheit angeben, daß der Afterbildung eine Teilung des Urodäums vorausgeht. Es wird nämlich das Analrohr von der Uralplatte losgelöst, um dem Rektum als Endstück zu verbleiben.

Dank einem glücklichen Zufalle traf ich Schafembryonen von 2,6—2,7 cm Länge, bei welchen die Trennung des Enddarmes vom Urodäum erfolgt, jedoch die Afteröffnung noch nicht gebildet war. An Längsschnitten derselben (Taf. I Figg. 8 und 9) fällt zunächst eine den künftigen Kotafter überspannende Decke, die sogenannte Aftermembran (Fig. 9 *M*) der Autoren auf. Unter derselben liegt das Rektum nicht als zylindrisches Rohr, sondern man erkennt eine ventrale Ausbuchtung seines Lumens dicht unter der Aftermembran, die apikalwärts gegen die solide Platte des Urodäums gerichtet ist. Im Zusammenhang mit den oben beschriebenen Beobachtungen führte uns der Befund zu dem Schlusse, daß die geringfügige, vielleicht von manch anderm Untersucher gesehene Formbesonderheit eine tiefere Bedeutung habe. Jetzt spreche ich sie mit voller Überzeugung als den dorsalen Ausläufer des Urodäums, als das Analrohr (Figg. 8 und 9 *Pa*) an und behaupte, bei den Säugetieren vollzieht sich die Emanzipation des Enddarmes so, daß das ihm in früher Embryonalzeit anhaftende Analrohr von der soliden Uralplatte abgelöst wird, aber mit dem Rektum in direktem Zusammenhang bleibt. Wenn später die Afteröffnung entsteht, so mündet an diesem Punkte der Körperoberfläche nicht das Rektum, sondern das minimale Analrohr als Endstück des Rektums aus. Der Beweis für meine Behauptung ist leicht durch den Vergleich der Figg. 2, 3, 7, 9, 8 (Taf. I) zu führen. Bei dem kleinen Embryo (Fig. 3) sieht man das hohle Analrohr parallel der äußeren Oberfläche gegen die Uralplatte ziehen, als ein unzweifelhaft entodermales Gebilde. Bei 2,7 cm langen Schafembryonen hängt am Rektum noch derselbe Fortsatz, in der gleichen Richtung ziehend, bloß mit dem Unterschied, daß das Analrohr näher an die Oberfläche verlagert und ganz in die dort auffallend dick erscheinende Epitheldecke der Afterlippe

eingefügt ist (Fig. 9). In beiden Fällen erscheint das Lumen des Analrohres weit, ja man darf sogar behaupten, es sei bei dem älteren Schafembryo voluminöser geworden. Ferner hängen die proximalen Entodermschichten des Analrohres und der Uralplatte wirklich zusammen (Fig. 3 *Pa* und *Up*, ferner Fig. 6 *b* mit Fig. 6 *h*). Angesichts der abgebildeten Präparate bin ich der Notwendigkeit einer eingehenden Schilderung um so mehr überhoben, als der Befund nicht vereinzelt oder zufällig war. Ich habe eine ganze Anzahl von Schafembryonen beobachtet, bei denen ich die Verbindung des Analrohres mit der Uralplatte oder wenigstens eine den ehemaligen Zusammenhang deutlich aussprechende Form des Lumens im Analrohr fand. Noch bei Embryonen von 3,1 und 3,5 cm traf ich dieses Verhalten. Wegen der Wichtigkeit der Beobachtung kann ich nicht umhin, einige Längsschnitte zum Beleg beizufügen (Taf. I Figg. 10 und 11). Die Figg. 8—11 illustrieren nicht bloß den lange währenden Konnex zwischen Urodäum und Analrohr, sowie die Längenausdehnung des letzteren auf den Stadien zwischen 2,6—3,5 cm Länge, sondern sie bezeugen auch (Figg. 8, 9, 10), daß das anale Urodäum zu dieser Zeit noch keine äußere Öffnung, d. h. keinen Kloakenmund besitzt. Die in der Analregion des Embryos befindliche Lichtung ist ausschließlich innerhalb des entodermalen Bereiches entstanden. Das Ektoderm des kaudalen Lippenabfalles hat nicht die leisesten Anstalten zur Differenzierung irgendwelcher, wenn auch noch so seichter Gruben proktodäaler Natur getroffen.

Um ganz sicher bei der Deutung der Präparate zu gehen, habe ich neben den Längsschnitten mehrere Querschnittserien durch Schafembryonen des entsprechenden Alters gelegt. Sie bestätigen erfreulicherweise die Ansicht, welche Herr Prof. Fleischmann aus den Medianschnitten abgelesen hatte. Ich bilde einige der schönsten Schnitte durch einen 2,6 cm großen Schafembryo ab, um den Beweis der Richtigkeit zu vervollständigen (Taf. II Fig. 12). Man sieht hier unter dem Ektoderm des Afterdammfeldes das Analrohr als einen weiten Epithelkanal liegen (Fig. 12*b* — Fig. 12*g*) und überzeugt sich beim Studium der Schnittserie, daß das Analrohr direkt mit dem Rektum (Fig. 12*a*) zusammenhängt und apikalwärts zieht (Fig. 12*b* bis Fig. 12*h*). Dabei verengt sich sein Lumen ganz allmählich, kurz vor der Uralplatte hört es ganz auf (Fig. 12*h*). Die Längsschnitte zeigen genau dasselbe Verhalten. Die anale Urodäallichtung spitzt sich zungenförmig gegen das apikale Ende des Analrohres zu (Figg. 8, 9, 10, 11 *Pa*).

Diese Querschnitte stellen im Zusammenhalt mit den jüngeren Stadien die entodermale Natur des Analrohres außer Frage und beseitigen endgültig die Vorstellung, als wüchsen seitliche Epithelfalten in die Kloake, um das Rektum abzutrennen. Vorgänge im Mesoderm können nur in zweiter Linie eine Rolle spielen. Als Hauptsache erscheint mir der Umstand, daß bei den Säugerembryonen Enddarm und Urodäum durch das entodermale, schräg gekrümmte Analrohr in Verbindung stehen, daß dieser Zusammenhang bei Schafembryonen von 1,4—2,7 cm Länge überhaupt nicht alteriert wird, und daß das Analrohr, trotzdem mehrere Mesodermschichten ursprünglich dazwischen liegen, allmählich an den kaudalen Lippenabfall geschoben wird, bis es dem Ektoderm so dicht angeschmiegt ist, daß es dasselbe in der Analgegend sogar emporwulstet und einen ganz niedrigen Höcker erzeugt (Fig. 6*c*, Fig. 12*d*).

Nachdem ich die Richtigkeit meiner Angaben eingehend belegt habe, will ich den Prozeß der Afterbildung zusammenfassend behandeln.

Eine Kloakenöffnung an der Haut existiert bei jungen Säugerembryonen überhaupt nicht. Bloß die solide Uralplatte grenzt anfänglich an das Ektoderm. Die an die spätere Afteröffnung anschließende Lichtung kommt, wie ich genugsam gezeigt zu haben glaube, erst dann an den kaudalen Abfall der Afterlippe, wenn das von vornherein hohle Analrohr distalwärts verlagert wird. Trotz der geänderten Verhältnisse bleiben aber Enddarm und Uralplatte durch das Analrohr verbunden. Der dorsoventrale Abstand beider Teile ist dabei kaum größer geworden. Man kann ihn jetzt durch das Studium des ganz superficiell streichenden Analrohres messen, das bereits deutlich die Afterdammregion charakterisiert. Die Wachstumsenergie des Analrohres ist niemals groß. Es streckt sich, wie Fig. 3 u. 9 (Taf. I) zeigen, wohl in die Länge, allein rasch hat es das Maximum seiner kaudo-apikalen Ausdehnung erreicht und löst sich nun von der weiter apikal reichenden Uralplatte los. Wenn ich eben ausschließlich von der Dehnung des Analrohres sprach, wollte ich nicht verkennen, daß das anstoßende Mesoderm der urodäalen Rumpfwand gleichfalls entsprechend dicker wird und eine zwischen Enddarm und Urodäum eingeschobene Masse bildet, welche die Anlage der Dammmasse (*D*) vorstellt. Die Lösung des Analrohres erfolgt langsam; denn man findet viele Stadien, in welchen seine ventrale Wand ohne Grenze in die Uralplatte übergeht (Fig. 9). Ist sie aber einmal definitiv erfolgt, so ist die ursprünglich einheitliche

Anlage des Urodäums in zwei ungleich große Stücke zerrissen, in das kleine, apikalwärts spitz ausgezogene Analrohr, Pars analis urodaei, das dem Rektum zugesellt bleibt, und die große Pars urogenitalis, d. h. den Sinus urodaei und die solide Uralplatte, die sich längs des kaudalen Lippenabfalles bis zum Gipfel erstreckt (Taf. I Figg. 8, 10, 11). Damit ist zugleich der Damm (*D*) gebildet als ein zunächst noch schmaler Balken mesodermalen Gewebes, der zwischen den epithelialen Anlagen des Enddarmes und des Canalis urogenitalis eingeschoben ist, und an das Ektoderm des Afterdammfeldes grenzt.

Es empfiehlt sich jetzt, das Schicksal beider Teilprodukte gesondert zu besprechen, zunächst das weitere Verhalten des Analrohres. Dasselbe verändert sich nach der Abtrennung vom Urodäum fast gar nicht. Es liegt wie eine flach gedrückte, über die Lippenfläche wenig vorragende Entodermblase unter dem Ektoderm und verkürzt lediglich seinen engen apikalen Fortsatz. Längsschnitte erhellen am besten seinen Wert als besondere Darmkammer. Denn man sieht sehr deutlich das zylindrische Lumen des Enddarmes kurz unter der Aftermembran sich verengen und hierauf in die flach gedrückte Lichtung der urodäalen Analkammer übergehen, die in Form einer breiten Stempelplatte kaudal wie apikal über das Ende des eigentlichen Rektums vorspringt (Taf. I Figg. 8, 9, 10, 11). Außerdem treten histologische Unterschiede auf, deren Berücksichtigung es gestattet, das Analrohr als besonderen, für die Säugetiere ausschließlich charakteristischen Abschnitt des Urodäums zu betrachten. Die Wand des Analrohres wird nämlich durch mehrschichtiges Epithel von genau dem gleichen Typus bekleidet, wie man ihn im Urodäum und in der Uralplatte beobachtet. Diese Eigenschaft tritt sowohl an der distalen Wand unter dem Ektoderm, d. h. am Afterdeckel, als auch an der proximalen Wand gegen den Enddarm schon bei Embryonen von 2,6 cm Länge auf. Bei älteren Embryonen sieht man das mehrschichtige Epithel an Deutlichkeit und Ausdehnung zunehmen, bis schließlich proximal an der Aftermembran ein ansehnlicher, scheinbar dem Enddarm zugehöriger Abschnitt von mehrschichtigem Epithel ausgekleidet ist. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die histologische Veränderung die Bildung der längst bekannten Pars analis recti mit ihrem mehrschichtigen Plattenepithel einleitet.

Indem wir auf diese Tatsache großes Gewicht legen, glauben wir darin einen neuen Beweis für die Deutung der bisherigen Vorgänge erblicken zu dürfen, zumal der gleiche Epithelcharakter für

die Schleimhaut des Uralsinus und Canalis urogenitalis die Regel ist; denn wir schließen, wenn eine übereinstimmende histologische Differenzierung an zwei entodermalen Derivaten konstatiert wird, deren Zusammenhang in früher Embryonalzeit durch direkte Beobachtung feststeht, so kann dies nur die olge der genetischen Verwandtschaft beider sein. Infolgedessen hatten wir Recht, das Analrohr als dorsalen Ausläufer des Urodäums bereits in den jüngeren Stadien anzusprechen (vgl. oben S. 27). Jedenfalls aber darf ich mit Bestimmtheit behaupten, daß das mehrschichtige Plattenepithel im urodäalen Analrohr nicht vom Ektoderm herrührt; denn zu jener Zeit, da die Differenzierung erfolgt, ist der Afterdeckel noch vollkommen geschlossen. Ektodermzellen können also unmöglich an diesen Ort gelangt sein.

Die morphologische Bedeutung unsrer Auffassung ist sehr weittragend; denn damit wird für die Säugetiere das bei Sauropsiden gültige Gesetz bestätigt, daß der Enddarm nie direkt an das Ektoderm des Afterfeldes stößt. Stets ist eine besondere Endkammer, das anfangs blind geschlossene Urodäum, dazwischen geschaltet, welches gegen die Haut durchbricht und einen gemeinsamen Kanalabschnitt für die Ausfuhr von Kot, Harn und Geschlechtszellen darstellt. Bei den Reptilien und Vögeln erfährt dasselbe eine beträchtliche Größenentfaltung und Formeigenschaften verschiedener Art, während es bei Säugern eng auftritt und in zwei ungleich große Abschnitte zerlegt wird. Doch kann man an der allgemeinen Homologie der Ausgangsformen nicht zweifeln. Erfolgt später die Trennung des Urodäums in das kleine am Rektum haftende Analrohr und dessen Umformung zur blinden urodäalen Analblase oder Rektalurodäum, so ist die intime Beziehung des Urodäums zum Enddarm, welche alle Amnioten charakterisiert, nicht aufgehoben. Es ist bloß ein kleiner Abschnitt des Urodäums selbständig geworden. Dieser dauert zeitlebens, nachdem die Analmembran geschwunden ist, als kurzes Mündungsstück des Rektums, d. h. als Pars analis recti und bezeugt die großartige Stileinheit in der Formenwelt der Amnioten, während dem größeren Teil des Urodäums (Pars urogenitalis) ausschließlich die Ausleitung von Harn und Geschlechtszellen vorbehalten wird.

Der Afterdeckel bleibt bei Schafembryonen bis zu 3,5 cm Länge unverändert wie eine Verschlußkappe auf der späteren Afteröffnung liegen. Erst bei älteren Schafembryonen von 3,6—4,5 cm Länge ist die teilweise Zerstörung der peripheren Wand des Analrohres zu

beobachten und zwar an deren Vordergrenze, dort, wo das zungenförmige Lumen bei jüngeren Embryonen liegt (Taf. III Fig. 13, 16). Ich fand den Afterdeckel vollständig bei drei Schafembryonen von 2,6 cm, bei einem Embryo von 2,9 cm, bei drei Embryonen von 3,1 cm, bei drei Embryonen von 3,3 cm, bei einem Embryo von 3,5 cm Länge, dagegen war er etwas zerrissen bei je einem Embryo von 3,6 cm, 3,7 cm, 3,8 cm, 3,9 cm, 4 cm und 4,1 cm Länge. Nachdem der Afterdeckel zerrissen, mündet die Höhle des Analrohres frei an der Haut. Kleine Epithelfetzen an der Rißstelle erhalten sich jedoch noch sehr lange; ich konnte sie bei je einem Embryo von 4,5 cm, 4,8 cm, 5 cm, 5,3 cm, 6 cm, 6,5 cm und 10 cm nachweisen (Taf. III).

Da beim Schwein die Vorgänge weniger durchsichtig sind, erwähne ich sie nachträglich. Hier wird, wie früher (S. 35) dargelegt wurde, das Analrohr gleichfalls an das Afterdammfeld geschoben. Sein Lumen ist weiter als beim Schaf und kommuniziert frei mit dem Sinus urodaei längs des dorso-oralen Randes der Uralplatte. Aber der Zustand bleibt nicht so lange erhalten wie beim Schaf. Der Afterdeckel verschwindet sehr bald. Schon bei Embryonen von 1,9 cm Länge mündet der Enddarm frei nach außen. Dann ist es nicht mehr möglich, die Rektalkammer des Urodäums genauer zu begrenzen. Ich habe bloß den Zusammenhang des Analrohres mit der soliden Uralplatte an mehreren Präparaten konstatiert. Ein einziges Mal fand ich am Kaudalrande der Uralplatte eine unbedeutende Einsenkung, welche man als letzten Rest des Verbindungsganges deuten muß. Ich schließe daher nur nach Analogie, daß die kurze Pars analis recti des Schweines aus dem Analrohre entstanden sei.

IV. Die Bildung der Urodäalpforte (Orificium urodaei).

Nachdem das Urodäum seinen dorsalen Ausläufer, die Pars analis als einen integrierenden Bestandteil an das Rektum abgegeben und den Zusammenhang mit ihm vollständig gelöst hat, liegt der größere ventrale Teil des Urodäums, Pars urogenitalis, in der postumbilikalen Rumpfwand. Er gewinnt eine besondere Öffnung an der Hautoberfläche: die Uralpforte, Orificium urodaei s. urogenitale. Von der Entstehung und Weiterentwicklung der Uralpforte gestatten mir die reichlich vorhandenen Schnittserien nachfolgendes Bild zu entwerfen.

Bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,9 cm Größe stößt die

solide Uralplatte an einen medianen, höchstens 0,08 mm breiten Ektodermstreifen im Bereich des kaudalen Abfalles der Urallippe. Die Berührungszone, an welcher es schwer fällt, eine scharfe Grenze zwischen ektodermalen und entodermalen Zellen zu ziehen, erstreckt sich bis zum Gipfel der Urallippe (Figg. 3, 4, 5*b* *Up*).

Nahe dem Gipfel erscheint frühzeitig beim Schwein eine geringfügige Modellierung der Oberfläche, indem rechts und links von der anstoßenden Medialkante der Uralplatte sehr niedrige ektodermale Längswülste entstehen, welche über den ektodermalen Grenzstreifen vorspringen und ihn scheinbar an den Boden einer seichten Rinne versenken. Letztere verstreicht basalwärts und scheint überhaupt keine morphologische Bedeutung zu haben. Beim Schaf habe ich nichts Ähnliches gefunden. Hier stößt das vordere Ende der Uralplatte an eine kleine Scheibe verdickten Ektoderms (Fig. 3 *Eh*), welche am Gipfel liegt und auch später, wenn sie weitere Differenzierungen erfährt, immer kenntlich bleibt. Aus ihr entwickelt sich das oftmals beschriebene Epithelhörnchen der Glans. Es soll uns fernerhin als Marke dienen, um den apikalen Rand der Uralplatte zu bestimmen.

Die Uralpforte entsteht in nächster Nachbarschaft des Afters. Kaum hat sich nämlich das Analrohr vom Urodäum losgelöst, so daß ein ganz minimaler Damm zwischen ihm und der Uralplatte eingeschoben ist, so sieht man die Eröffnung des äußern Uralspaltes durch Vorgänge in der soliden Entoderm-Doppellamelle des Urodäums vorbereitet, indem die Lichtung vom Sinus urodaei kaudalwärts gegen die Oberfläche der Afterlippe vordringt. Das geschieht ziemlich rasch. Bald erstreckt sich das Lumen längs des dorsalen, dem Rektum zugekehrten Randes der Pars urogenitalis bis nahe an die ektodermale Fläche des Lippenabfalles, dadurch die Uralplatte selbst in den Formzustand eines Hohlrohres überführend (Taf. I Fig. 8, Taf. III Figg. 13, 16). Nun sind die Bedingungen für den Durchbruch gegeben. Das entodermale Lumen wird von außen her zugänglich, weil die letzten Grenzschichten zerstört und die rechte wie linke Epithelwand etwas lateralwärts ausgebaucht werden (Taf. II Fig. 15). Die Eröffnung erfolgt aber nicht über die ganze Länge der Uralplatte, sondern bloß an ihrer kaudalen Ecke, ventral vom Afterdammfeld und in direkter Fortsetzung des im Uralrohr befindlichen Lumens. Darum liegen After und Uralpforte (Figg. 8, 11) einander außerordentlich nahe. Dieser Prozeß spielt bei Schaf- und Schweineembryonen von ungefähr 2,6 cm Größe. Nur in einem Falle sah

ich bei einem 2 cm langen Schweineembryo die Uralpforte schon gebildet.

Der Zugang zur Pars urogenitalis wird also ebensowenig wie das Afterloch durch einen aktiven, im oberflächlichen Ektoderm der Afterlippe spielenden Prozeß geschaffen. Er ist vielmehr das Endergebnis der in der entodermalen Uralplatte kurz nach der Abtrennung des Rektalurodäums vordringenden Spaltung, welche die Höhle des Sinus urogenitalis distalwärts fortführt, bis sie an die oberflächlichste Zone der Uralplatte gelangt ist. Aber wie die Uralplatte lange Zeit als solide Epithelanlage bestanden hat, so widersetzt sie sich weiterhin der vollständigen Durchhöhlung. Nur am kaudalen Rande gelangt die Lichtung des Urodäums und zwar als eine sehr enge zylindrische Höhlung bis zur Oberfläche des kaudalen Lippenabfalles, um hier in die schmale, längsovale Uralpforte zu münden, deren hinterer Rand direkt an den schmalen Damm stößt (Fig. 11). Der größere apikale Teil der Uralplatte zieht ungespalten bis zum Gipfel der Urallippe, apikalwärts immer niedriger werdend. Man kann es daher als einen Stilcharakter für das Urodäum der Säuger bezeichnen, daß es den Formzustand der soliden Epithelplatte möglichst lange bewahrt und auch der vom Sinus urodaei her eindringenden Lichtung keine große Ausdehnung gestattet.

Die Art der Aushöhlung der Platte ist besonders schön in demjenigen Teile der Uralplatte zu beobachten, welcher vor der Uralpforte an der Basis des Lippengipfels liegt. Die Befunde an vielen Schnittserien zusammenfassend stelle ich folgende Ereignisse fest. Von der langgezogenen ovalen Uralpforte, in welche der Canalis urogenitalis unter trichterförmiger Verbreiterung übergeht, sieht man kleine Spalthöhlen apikalwärts in das Entodermepithel der Uralplatte eindringen. Sie liegen, wie ich ausdrücklich hervorhebe, stets unter dem Niveau der Lippenfläche, d. h. sie arbeiten in tieferen Zonen der Uralplatte an der Eröffnung, während die oberflächlichste Schicht der Entodermzellen lange unberührt bleibt. Auf diese Weise entstehen feine Spalten, unregelmäßige Hohlräume in der Platte, welche gleich winzigen Miniergängen zwischen den Zellen vordringen, miteinander zusammenfließen und der Platte allmählich den soliden Charakter rauben (Figg. 14 und 15 *Up*). So dringt ohne Gefährdung der äußersten Ektodermschicht die Höhlung von der Uralpforte, als von einem Stützpunkte aus, in der apikalen Hälfte der Uralplatte weiter, bis schließlich die ganz dünne Zellmembran, welche den apikal vorgetriebenen Stollen noch bedeckt, einreißt und den

Hohlraum frei nach außen eröffnet. Der Rand der Uralpforte erscheint darum oft unregelmäßig gezackt durch die mehr oder weniger großen Epithelfetzen der durchrissenen Epitheldecke (Figg. 14, 16, 17). Inwieweit bei der Eröffnung des Uralrohres auch Ektodermzellen der Urallippe zerstört werden, vermag ich nicht zu entscheiden. Längs der Uralplatte fehlt jede deutliche Grenze zwischen beiden Keimblättern und ich habe trotz aller Bemühung keinen Maßstab gefunden, das Territorium des einen von dem andern zu unterscheiden. Immerhin glaube ich die passive Rolle des Ektoderms beim Durchbruch behaupten zu dürfen.

Nachdem die Uralpforte entstanden ist, dient sie als Ausgangsöffnung des Sinus urogenitalis. Sie entspricht also bei weiblichen Tieren der Rima pudendi, bei männlichen Tieren dem Orificium urethrae.

V. Der sexuelle Dimorphismus der Afterlippe und der Uralplatte.

Bisher sind die Vorgänge, welche zur Bildung des Afters und der Uralpforte führen, ohne Rücksicht darauf, ob es sich um männliche oder weibliche Embryonen handelt, geschildert worden, weil sich die künftige Geschlechtsdifferenzierung in den jungen Stadien nicht erkennen läßt, und weil die ersten ontogenetischen Phasen beiden Geschlechtern gemeinsam zu sein scheinen. Sobald aber die Abtrennung des Analurodäums von der Uralplatte erfolgt ist, werden die morphologischen Eigenschaften der Afterlippe in sexuell divergenter Weise verändert und der geschlechtliche Dimorphismus immer mehr gesteigert.

Ich will diese Ereignisse zusammenfassend besprechen und beginne mit Schafembryonen von 2,6 cm Länge, deren Analrohr eben von der Uralplatte abgelöst wurde. Die Afterlippe springt hier noch als ein ansehnlicher Zapfen aus der hintern Rumpfwand zwischen beiden Extremitäten, Schwanz und Nabel heraus. An ihrem kaudalen Abfall kann man eine kurze, wenig vorgewölbte Zone nahe der Basis als Afterdammregion unterscheiden, wo dem Ektoderm das Analrohr angelagert ist (Taf I Fig. 8 und 9 *Adf*). Bald darauf, d. h. bei Schafembryonen von 2,7—3,0 cm Länge, erfolgt von innen her die Eröffnung der Uralpforte dicht vor dem kurzen Afterdammfeld, während das anale Urodäum noch lange Zeit geschlossen bleibt. Zugleich verändert die Urallippe ihre Gestalt, indem ihre ganze Peripherie sowohl kaudalwärts als umbilikalwärts und lateral

abgeflacht und verbreitert wird. Infolge dorsoventralen Wachstums zieht sich der kaudale und umbilikale Abfall der Urallippe lang aus, ferner nimmt durch gleichzeitiges transversales Wachstum die laterale Abdachung der Urallippe gegen die Schenkelfurchen an Breite zu und verliert ihre Schrägneigung immer mehr. Infolge dieser Gestaltsveränderung wird der basale Körper der Urallippe in eine sanft gewölbte Fläche, das Basalfeld verwandelt (Taf. III Figg. 13, 16, 17, 18, 19). Der eigentliche Gipfel der Urallippe aber dauert als ein dünner, ziemlich langzylindrischer, oben abgerundeter Zapfen. Er entspricht dem, was andre Untersucher den »Genitalhöcker s. str.« genannt haben. Ich werde ihn seiner künftigen Bestimmung gemäß Phallushöcker heißen (Figg. 13, 16, 17, 18, 19 *Ph*).

An dem Basalfelde kann man vier Hauptzonen unterscheiden, eine dorsale Zone: das Afterdammplateau, Area anoperinealis (Figg. 13, 17, 18, 19 *Adf*); sie ist durch eine ganz seichte, hinter dem Analrohre abfallende Furche, die Postanalfurche (*Pf*), von der Schwanzwurzel geschieden, liegt ziemlich eben, schließt den Afterdeckel ein und reicht bis zum kaudalen Rande der Uralpforte; ferner die lateralen Zonen neben den Schenkelfurchen, endlich einen schmalen, stärker gewölbten Teil dicht hinter der Wurzelfurche des Nabelstieles, den Umbilikalwulst (Figg. 13, 17, 22—24 *W*). Wie die Abbildungen 21, 22 bezeugen, hat der frühere kaudale Abfall der Urallippe durch die Abflachung eine fast rechtwinklige Einknickung erfahren, welche den Gegensatz des Afterdammplateaus und des Phallushöckers schuf. Der umbilikale Abfall dagegen behielt seine schroffe Neigung gegen den Nabelstiel, nur an seiner Basis ist der kleine Wulst entstanden.

Die Uralpforte liegt im Niveau des Afterdammplateaus. Aber die solide Uralplatte erstreckt sich längs der kaudalen Fläche des Phallushöckers bis zum ektodermalen Epithelhörnchen (*Eh*) an dessen Spitze; denn die seit der ersten Anlage existierende innige, morphologische Beziehung zwischen Uralplatte und Lippengipfel hat als eine wichtige, morphogenetische Regel während des ganzen Lebens Geltung.

Die Uralpforte liegt nun gerade an der kaudalen Hälfte der Basis des Phallushöckers. Sie ist also zwischen das Afterdammplateau und den Phalluszapfen eingeschoben und markiert dessen dorsale Grenze, während der Umbilikalwulst die ventrale Basis des Phalluszapfens bildet. Der obere Rand des Umbilikalwulstes liegt

in der Verlängerung einer an das Afterdammplateau gelegten Tangentialebene (Figg. 13, 17, 22).

Da die Uralpforte die Öffnung der Uralplatte bildet, so erfordert der Zusammenhang eine etwas eingehende Besprechung der letzteren; sonst werden die späteren Ereignisse nicht verständlich. Die Uralplatte ist das kaudale Endstück der ventralen Teilhälfte des Urodäums. Sie liegt einem zwar schmalen, jedoch langgestreckten Ektodermstreifen am kaudalen Abfall der Afterlippe an. Solange die Urallippe klein und zapfenförmig ist (Schafembryonen bis 1,8 cm Länge), zieht die Uralplatte direkt längs der kaudalen Fläche und zeigt ungefähr dreieckigen Umriß bei Profilansicht (Fig. 3). Wenn aber die Einknickung des kaudalen Abfalles erfolgt, daß Afterdammplateau und der Phallushöcker abmodelliert werden, erfährt die Platte gleichfalls eine Beugung. Ihre an das Ektoderm anstoßende Kante verläuft dann in bogenförmiger Krümmung, zum Teil in der Ebene des Afterdammplateaus, zum Teil gipfelwärts ansteigend (Taf. I Figg. 8, 9, 10, 11, Taf. III Figg. 13, 16, 19, Figg. 20—24). Darum sind an der Anlage der Pars urogenitalis urodaei jetzt drei Zonen nach Lage und Verlauf zu unterscheiden:

a) Der Sinus urodaei (*Us*). Er zieht von der Mündung der Wolffschen Gänge ziemlich gerade, d. h. parallel dem Rektum und senkrecht zum Afterdammplateau gegen die Haut.

b) Die Zone der Uralpforte (*Up*). Sie ist die Fortsetzung des geraden Sinus urodaei und vermittelt durch eine sanfte, dorsalkonvexe Beugung den Übergang der Uralplatte in den tangentialen d. h. dem Afterdammfeld parallelen Verlauf.

c) Der Phallusabschnitt der Uralplatte oder die Phallusleiste (*Phl*). Sie zieht längs der Kaudalfläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen an dessen Spitze.

Man kann die Formeigentümlichkeit der Pars urogenitalis auch so ausdrücken, daß man sagt, dieselbe erleide eine zweimalige, fast rechtwinklige Knickung (Figg. 9, 11, 13, 24). Nur muß man sich die Beugungsecken abgerundet vorstellen und die Uralpforte an dem zwischen den Knickungswinkeln eingeschlossenen Abschnitte suchen.

Die Form der Phallusleiste bietet wenig Interesse. Sie gleicht einer schmalen Epithelzunge des Entoderms und springt als niedrige Medianlamelle in das Mesoderm des Phallushöckers ein.

Wichtig dagegen ist die Zone der Uralpforte, die ich kurzweg den Kelch des Urodäums nennen will. Sie erweitert sich

trichterförmig gegen das Ektoderm, gleicht also in der Profilansicht dem lateinischen Buchstaben V (Taf. III Figg. 23, 24, *Pg*), dessen Spitze gegen den Sinus urodaei schaut, dessen beide Schenkel aber etwas gekrümmt gezogen sind. Wenn man den Vergleich weiter ausspinnen will, kann man sagen, der ventrale Schenkel des V sei länger gestreckt und stumpfwinklig abgebogen, um die Phallusleiste zu bilden.

Die nach der Eröffnung der Uralpforte einsetzenden Vorgänge bezwecken im wesentlichen eine Verlagerung des Phalluszapfens samt dem zugehörigen Abschnitte der Uralplatte durch Wachstum einer medianen Zone der Urallippengegend in oraler Richtung, so daß der Abstand des Phalluszapfens von der ventralen Schwanzfläche (*s*) größer wird (Taf. III Figg. 20—23). Die zugleich erfolgende Abbiegung des Phalluszapfens in dorsaler Richtung, wodurch dessen umbilikaler Abfall stark konvex gekrümmt, der Gipfel dem Afterplateau entgegen gekehrt wird, ist von nebensächlicher Bedeutung (Taf. III Figg. 21—23).

Männliche und weibliche Tiere unterscheiden sich rasch durch den Grad, welchen die Verschiebung des Phallushöckers erreicht. Bei den Weibchen ist sie unbedeutend; der Phallushöcker bleibt nahe dem After stehen (Taf. III Figg. 23—25). Bei den männlichen Schafen und Schweinen dagegen wandert der Phallushöcker in oraler Richtung weit vom After weg (Figg. 13, 17).

Die Verschiebung des Phallushöckers hat einen bedeutenden Einfluß auf die Form des Uralkelches; denn dessen ventraler, als Phallusleiste verlängerter Schenkel wird dadurch oralwärts ausgezogen.

Wenn man auf den Figg. 8, 9, 11, 13, 17 dessen inneren, an das Mesoderm der Uralregion stoßenden Rand verfolgt, sieht man ganz deutlich, wie derselbe mit dem Größenwachstum des Embryos länger wird, und wie die an der Basis des Phalluszapfens liegende Kelchzone oralwärts enorm zunimmt, um die Verbindung mit dem weiter gegen den Nabel vorrückenden Phalluszapfen nicht zu verlieren; denn die Uralplatte muß ja nach der vom embryonalen Beginn an gegebenen Regel bis zum Gipfel der Urallippe reichen.

Da nun bei den Weibchen der Phallushöcker einen geringen Abstand vom After bezw. der Schwanzwurzel bewahrt (Taf. III Figg. 16, 18, 19, 23—25), muß die fortschreitende Aushöhlung der Uralplatte einen länglich ovalen Spalt als Uralpforte erzeugen, während der Damm schmal bleibt.

Bei den Männchen führt das Wachstum der Lippenbasis zu ganz exzessiven Resultaten, indem der Umbilikalwulst, der Phalluszapfen

und die Kelchzone der Uralplatte sehr weit oralwärts vorgeschoben werden (Taf. III Figg. 13, 17).

Würde der Entwicklungsgang in beiden Geschlechtern übereinstimmen, so müßte dadurch eine enorm lange und transversal schmale, ovale Uralpforte der Männchen entstehen. Das ist jedoch nicht der Fall. Das schließliche Formresultat ist durchaus verschieden, weil die Dammregion, die bei Weibchen in sehr geringfügigem Grade verbreitert wird, bei den Männchen eine ganz unglaubliche Wachstumsenergie entfaltet und ungefähr in gleichem Maße, wie die vordere Hälfte der Lippenbasis oralwärts auswächst. Die Längsschnitte durch weibliche Schafembryonen (Taf. III Figg. 23, 24, 25) zeigen das Dammplateau (*D*) gleich einer kurzen, plumpen Zunge den kaudalen Abschnitt des Uralkelches überdeckend, so daß letzterer unter ganz schwacher Krümmung ventral vom Damm in den geraden Abschnitt des Uralsinus übergeht. Die Längsschnitte durch männliche Schafembryonen (Taf. I Fig. 10, Taf. III Figg. 13, 17, 22) dagegen beweisen die mächtige Verlängerung dieser Zunge. Sie strebt gegen den Phallushöcker so lebhaft und energisch, daß die Uralpforte gar nicht oval gestaltet werden kann, sondern stets ein enges Loch an der Phallusbasis bleibt. Der homolog den weiblichen Embryonen lang ausgezogene Kelch des Urodäums wird dadurch in einen engen zylindrischen Kanal, die Penisröhre, Pars cavernosa urethrae, verwandelt (Taf. III Fig. 17).

Die Wachstumsenergie des männlichen Afterdammplateaus wird durch die Lage des Analrohres schon bei kleinen Embryonen von 2,6—2,7 cm Größe klar bezeugt. Während bei männlichen Tieren das Analrohr sehr kurz im Vergleich zum breiten Damm erscheint (Fig. 8), sehen wir bei weiblichen Tieren derselben Größe, deren Damm infolge seiner geringeren Wachstumsintensität schmal bleibt, das Analrohr fast über die ganze Dammregion reichen (Fig. 9).

Um die Kürze des weiblichen Dammes recht augenfällig zu demonstrieren, habe ich (Taf. III Figg. 23—25) drei mediane Längsschnitte durch weibliche Schafembryonen von 3,5, 5,0, 9 cm Körperlänge nebeneinander gestellt, welche bei zwölffacher Vergrößerung gezeichnet sind, also direkt aufeinander bezogen werden können.

Mit dem Damm des weiblichen Embryos von 3,5 cm (Fig. 23) verglichen, ist der Damm des weiblichen Embryos von 9 cm (Fig. 25) um das Dreifache, der eines männlichen Embryos von 3,9 cm (Fig. 17) dagegen um das Zwanzigfache gewachsen.

Da meine Darstellung wesentlich von der bisherigen Lehre abweicht,

welche die Bildung des Dammes durch Verwachsung seitlicher Dammfalten erklärte und zugunsten dieser Ansicht die Existenz der Raphe betonte, will ich ausdrücklich hervorheben, daß mir in keinem Präparate irgendwelche Anhaltspunkte dafür auffielen, als seien die Ränder der Uralpforte, oder wie man bisher sagte, der Genitalrinne miteinander verwachsen.

Die weiblichen Tiere kommen wegen der Kürze des Dammes für die Entscheidung der Frage nicht in Betracht. Eher könnte man den langen, die Penisröhre überdeckenden Damm der männlichen Tiere (Taf. III Fig. 17) durch Verwachsung der Ränder der Samenrinne entstanden denken. Jedoch habe ich für diese Ansicht keinen Beweis gefunden. Nachdem ich viele Querschnittserien durch männliche Schafembryonen studiert habe, erkläre ich mit voller Bestimmtheit, die Raphe der Männchen ist kein Verwachsungsprodukt, sondern sie entsteht durch eine besondere Modellierung des energisch wachsenden Dammplateaus. Je weiter nämlich das Dammfeld mit dem oralwärts weichenden Phalluszapfen vorgeschoben wird, um so mehr fällt ein genau in der Medianebene vorragender, aber ganz niedriger Wulst auf, der sich nach beiden Seiten abdacht. Er springt niemals als mächtiger Grat hervor, bleibt vielmehr stets eine unbedeutende Leiste, gleichgültig, ob man junge oder ältere Stadien betrachtet. Es liegt kein Grund vor, ihn als ein Verwachsungsprodukt von symmetrischen Hautfalten anzusprechen; denn ich habe unter der Raphe junger Embryonen niemals eine besondere Gruppierung der Mesodermzellen in der Medianzone oder Reste von Epithelzellen gefunden, die unbedingt vorhanden sein müßten, wenn die mit Epithel bedeckten Wände seitlicher Dammfalten zur medianen Berührung gelangt wären. Erst auf älteren Stadien tritt das bindegewebige Septum des Hodensackes unterhalb der Raphe auf.

Durch die Verschiebung gelangt der Phallushöcker weit über sein ursprüngliches Stammgebiet hinaus und überschreitet sehr rasch die Zone der anfänglich zu seinen beiden Seiten liegenden Wülste, welche die Wand des Hodensackes bilden. Die Skrotalhöcker verändern ihre Lage anscheinend sehr wenig, sie wachsen an dem Orte ihrer Entstehung, d. h. am lateralen Abfall der Afterlippe und werden allmählich rundlich warzenähnliche Vorragungen, die während der Abflachung der Afterlippe immer stärker über das Niveau des Basalfeldes hervorragen. Bei ihrer Volumzunahme dehnen sie sich nicht bloß lateral, sondern hauptsächlich gegen die Medianebene; die dadurch hervorgebuckelte Zone der Körperwand rückt so der medianen

Rapheleiste immer näher, bis durch kolossale Aufblähung der Skrotalhöcker die Raphe zwischen den gekrümmten Flächen der Hodensackanlagen eingeschlossen ist. Wer dann Querschnitte durch ein junges und ein weit fortgeschrittenes Stadium macht, kann denken, es seien die anfangs weit entfernten Skrotalhöcker zusammengeschoben worden und endlich miteinander verwachsen. Wer aber die von mir kurz skizzierten Zwischenstadien gesehen hat, wird erkennen, daß die Hodensackanlagen bilaterale symmetrische Höcker sind, die zeitlebens getrennt bleiben und daß gerade die Raphe diejenige Strecke der Hautoberfläche ist, welche immer die paarigen Gebilde scheidet.

Sehr spät wird aus dem Phallushöcker die Eichel, bezw. Clitoris herausmodelliert, indem eine hufeisenförmige Epithelfalte unterhalb des Lippengipfels in das Mesoderm einwächst. Genauer habe ich den Vorgang nicht verfolgt.

Das Schicksal der Hodensackanlagen bei weiblichen Schafembryonen will ich erst in einer späteren Mitteilung ausführlich behandeln. Vorderhand sei bemerkt, daß sie nicht an den Uralspalt geschoben werden, um dessen Eingang zu umsäumen. Die Rima pudendi wird von den kleinen Schamlippen, nicht, wie in allen veterinäranatomischen Handbüchern zu lesen ist, von den großen Schamlippen umrandet.

VI. Der Sinus urodaei.

Nachdem ich die Kelchzone des Urodäums in ihrem wechselvollen Schicksal verfolgt, gebühren noch einige kurze Worte dem Sinus urodaei. Er ist ein hohler Abschnitt des Urodäums, der in jeder Embryonalperiode eine enge oder weite, vom Entoderm umschlossene Lichtung aufweist, die anfangs sehr klein erscheint, später sich erweitert, um hierauf wieder verengt zu werden. Diese Vorgänge sprechen sich in der Gestalt des Sinus sehr deutlich aus. Bei den jüngsten Stadien, die ich prüfen konnte (Schaf- und Schweineembryonen von 1,3—1,4 cm) erscheint der Sinus wie eine dorsoventral komprimierte, horizontal liegende Flachtasche, mit einem kurzen Stiel der soliden Uralplatte vorgelagert. Er nimmt dorsal die Mündungen der Wolffschen Gänge auf und zieht oral von denselben als ein dünnwandiger Schlauch gegen den Nabel, wo er in die Allantois übergeht (Figg. 1, 2). Bei Schafembryonen von 1,9 cm zeigt der Sinus statt der abgeflachten Form auffälligerweise die Gestalt einer ovalen Blase (Taf. III Fig. 20 *Us*). Es hat sich also sein Lumen hochgradig

aufgebläht und die ursprünglich dicht benachbarte, dorsale und ventrale Wand unter stark konvexer Bauchung auseinander getrieben. Gegen die Uralplatte (*Up*) sendet die Sinusblase nur einen kurzen Stiel. Längsschnitte und Rekonstruktionsmodelle lehren, daß die ventrale Wand des Sinus weniger stark gekrümmt ist, als die dorsale, welche, wie Fig. 20 zeigt, mit ganz steilem Dorsalbogen über die Dorsalkante des Sinusstieles hinausspringt, und dann in schwach gekrümmtem Bogen ventralwärts gegen den Nabel (*n*) zieht. Gerade an der Grenze zwischen der jäh aufsteigenden und der umbilikalwärts abfallenden Zone der Blasenwand münden die beiden Wolffschen Gänge (*g*) ein.

Etwas später, bei Schafembryonen von 2,6 cm Länge (Taf. III Fig. 21), ist die Sinusblase nicht mehr oder nur undeutlich zu konstatieren. Infolge des allgemeinen Körperwachstums steht der Abschnitt des Urodäums, wo die Sinusblase zu suchen ist, weiter von der Urallippe entfernt, d. h. tiefer in der urodäalen Rumpfwand als bei Embryonen von 1,4—1,9 cm Länge, da eben Urallippe, Uralplatte und besonders der Stiel des Uralsinus bedeutend größer geworden sind. Die Gegend der Sinusblase (*Us*) ist durch die Beugung der entodermalen Anlage gegen den Nabel zu erkennen. Aber das Urodäum zeigt statt der blasigen Erweiterung jetzt nur einen mehr oder weniger engen, trichterförmigen Umriß. Somit ist die Sinusblase wieder verengt worden. Zugleich wurde sie von der künftigen Harnblase durch eine am vorderen Ende der Sinusblase erfolgende Zusammenziehung des Lumens schärfer abgesetzt. Auf dem Längsschnitte (Taf. III Fig. 21) sieht man den Sinusstiel von der Uralplatte als enges Zylinderrohr entspringen und unter allmählicher Erweiterung in einen langgezogenen trichterförmigen Abschnitt übergehen, den ich als Umwandlungsprodukt der Sinusblase anspreche, weil an der dorsalen Wand des Trichterraumes die Wolffschen Gänge münden. Die Veränderungen zwischen den Stadien von 1,9—2,6 cm Größe bestehen (nach Längsschnitten beurteilt) darin, daß die dorsal jäh ansteigende Wand der Sinusblase, sowie der Endabschnitt der Wolffschen Gänge die starke Krümmung verloren haben. Sie liegen jetzt ganz schwach gebogen in der Verlängerung des Sinusstieles selbst. Oral vor den Wolffschen Gängen ist die Wand des Sinus gar nicht mehr gekrümmt, sondern sie grenzt winklig geknickt das Lumen des Trichterraumes ab. Man kann sich vorstellen, daß sie gegen das weite Lumen vorgewachsen ist und dadurch die Einengung der ursprünglichen Sinusblase verursachte. Doch ist das lediglich eine

Vermutung von meiner Seite. Ich bin mangels der Zwischenstadien nicht imstande, den Beweis für die Richtigkeit derselben zu führen. Nur das eine weiß ich mit Bestimmtheit, daß das Trichterlumen im Laufe der weiteren Entwicklung immer mehr eingeengt wird, so daß an seiner Stelle bald eine schmale zylindrische Lichtung liegt.

Als ich die Sinusblase zum erstenmal sah, glaubte ich die Anlage der Harnblase gefunden zu haben, bis die Bekanntschaft mit ihren weiteren Schicksalen den Gedanken wieder ausschloß; denn die Harnblase markiert sich erst vor der trichterförmigen Erweiterung des Urodäums. Sie entsteht aus dem nabelwärts abgebogenen Hohlfortsatze desselben. Damit berühre ich die Frage nach der oralen Grenze des Urodäums, ohne imstande zu sein, eine befriedigende Antwort zu geben. Weder die Untersuchung der Schnittserien, noch das Kalkül haben mir sichere Grenzmarken gezeigt. So leicht es fällt, in der entodermalen Anlage vor der soliden Uralplatte einen oral gerichteten Abschnitt als Stiel und Sinus des Urodäums, sowie einen ventral abgebogenen Schenkel zu unterscheiden, der am Nabel in die Allantois übergeht, so schwer wird es zu entscheiden, wo das Urodäum aufhört, bezw. der Urachus beginnt. Zwar liegt das Epithel im Stiel und Sinus viel dicker, desgleichen die Mesodermlagen, während der ventrale Schenkel dünnere Schichten beider Gewebe aufweist; doch möchte ich danach keine wirkliche Grenze bestimmen. Um der Schwierigkeit zu entgehen, könnte man einfach den von der Uralplatte bis zum Nabel reichenden Schlauch als Urodäum erklären und annehmen, dasselbe gliedere sich später in Lig. vesicoumbilicale, Harnblase und Canalis urogenitalis. Mir scheint aber damit kein großer Vorteil gewonnen zu sein. Darum betrachte ich vorderhand als orale Grenze des Urodäums die Mündungsstelle der Wolffschen Gänge, welche infolge ihrer unabänderlichen Lagebeziehung zum Beckenskelett, d. h. der Symphysenanlage (*y*), eine jederzeit leicht zu findende, topographische Marke bilden. Ich weiß recht wohl, daß diese Begrenzung des Urodäums eine willkürliche ist, und überlasse es späteren Arbeiten, bessere Klarheit hierüber zu schaffen. Vorderhand dient die Mündung der Wolffschen Gänge ganz gut dazu, die Produkte der ursprünglichen Urodäumanlage, wie sie bei den kleinen Embryonen von 1,4 cm beschrieben wurde, zu erkennen.

Bis die Sinusblase wieder abgeflacht und kanalförmig in die Länge gestreckt ist, ist das Lumen in der soliden Uralanlage zur Uralpforte vorgedrungen (Fig. 24). Die Pars urogenitalis urodaei hat damit die Form eines zylindrischen Kanals angenommen, der von der Mündung

der Wolffschen Gänge mit schwach dorsaler Konvexkrümmung nach hinten und in der Dammregion schräg ventral zur Uralpforte zieht. Man kann daher den Kanal ganz gut als Canalis urodaealis bezeichnen und an demselben zwei Abschnitte unterscheiden, den Sinusgang (*Sg*), welcher von der Mündung der Wolffschen Gänge bis zum kaudalen Symphysenende reicht, und den Pfortengang (*Pg*), welcher vom kaudalen Symphysenende beim weiblichen Tier als undeutlich abgebogener Schenkel, beim männlichen (Fig. 17) als scharf abgebogener Schenkel zum Phallushöcker hinzieht. Die eben skizzierte Form bleibt dem Urodäum zeitlebens gewahrt.

Am oralen Ende des Sinusganges erfolgen noch wichtige Veränderungen. Wie Fig. 21 zeigt, liegt zwischen den Wolffschen Gängen und dem zum Nabel ziehenden Abschnitte des Urodäums eine verhältnismäßig schmale Zone der Wand. Dieselbe scheint in den nächsten Stadien energisch zu wachsen und den Nabelteil des Urodäums mehr und mehr von der Mündung des Wolffschen Ganges zu entfernen. Ich habe den Eindruck gewonnen, als stehe dieser Vorgang mit der Abtrennung der Ureteren von den Wolffschen Gängen im Zusammenhang. Bei einem Schafembryo von 2,7 cm Länge mündet der Ureter noch in das unterste Endstück der Wolffschen Gänge, bei einem Schafembryo von 2,9 cm dagegen ist er von letzteren getrennt und mündet (Fig. 22 *U*) jenseits der in Fig. 21 sichtbaren Trennungskante. Je ältere Stadien man nun betrachtet, um so größer ist der Abstand zwischen Uretermündung und Mündung der Wolffschen Gänge. Bei den älteren Embryonen liegt ein ziemlich langer, zylindrischer Kanalabschnitt, die Pars prostatica urethrae (*Ppu*) zwischen beiden, der Ureter selbst gelangt immer mehr an die dorsale Wand der an Volumen zunehmenden Harnblase. Der Vergleich der Präparate (Figg. 21—24) führt daher zu der Vorstellung, daß energisches Wachstum des ursprünglichen Sinusteiles nicht bloß die Ureteren von den Wolffschen Gängen weggeschoben, sondern auch einen zylindrischen Kanalabschnitt erzeugt habe, welcher als Pars prostatica sich zwischen den Mündungen der Samenleiter und Harnleiter ausdehnt. Diese Auffassung, die ich vorderhand in ganz bedingter Form ausspreche, läßt sich durch den Hinweis auf die Existenz der Crista urethralis posterior, der Uvula vesicae und des Trigonum vesicae ganz einleuchtend hinstellen. Wäre meine Ansicht richtig, so würde die Grenze der Harnblase fernerhin nicht mehr am Orificium urethrae internum zu suchen sein, sondern sie würde dem dreiseitigen Rande entsprechen, welcher durch die ventrale Kante

des Orificium urethrae internum einerseits, durch die Fossa retroureterica und das Planum paratrigonale andrerseits markiert ist[1]).

Es sind jedoch noch viel eingehendere Untersuchungen, als ich sie ausführen konnte, notwendig, um die Richtigkeit meiner Auffassung über allen Zweifel zu erheben. Ich behalte mir weitere Mitteilungen für später vor und werde auch dann erst die Wolffschen und Müllerschen Gänge eingehend besprechen.

Zusammenfassung.

1) Die Urodäalregion zwischen Schwanzwurzel, Nabel und den hinteren Extremitäten erhebt sich bei jungen Embryonen in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, Urallippe, welcher die Anlage für After- und Urogenitalöffnung, sowie die äußeren Genitalien, d. h. Penis, Klitoris, Scrotum und Labia majora bedeutet.

2) Der blind geschlossene Endabschnitt des Darmes, das Urodäum, liegt im Mesoderm der Urodäalregion.

3) Das Urodäum zerfällt in den hohlen Uralsinus samt Wolffschen Mündungen und Allantois, ferner in die solide, dem Mesoderm der Urallippe median eingekeilte Uralplatte.

4) Die Uralplatte junger Embryonen (Schaf, Schwein 1,9 cm) erstreckt sich vom Epithelhörnchen am Gipfel der Urallippe längs des kaudalen Lippenabfalles, bleibt aber von dessen Basis nahe der Schwanzwurzel um ein kleines Stück entfernt.

5) Das von der Uralplatte freigehaltene Feld des kaudalen Lippenabfalles ist der Bezirk der späteren Afterdammgegend (Area ano-perinealis).

6) Das Rektum mündet in eine kurze, median dorsale Nebentasche des Urodäums, das Analrohr s. Pars analis urodaei.

7) Das Analrohr wird an das Afterdammfeld der Urallippe verschoben; dann wird sein Zusammenhang mit der Uralplatte gelöst, so daß das Analrohr mit dem Rektum verbunden bleibt und dessen Pars analis bildet.

8) Der After entsteht durch Zerstörung der distalen Wand des Analrohres.

9) Wenn das Analrohr von der Uralplatte abgetrennt wird, ist damit der Damm gebildet. Die Unterscheidung des primitiven und definitiven Darmes ist unbegründet.

[1] Vgl. W. Waldeyer, Das Trigonum vesicae. Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1897. II. S. 732.

10) Die Urallippe, an deren lateralen Fläche kleine Höckerchen, die Anlagen des Skrotum bezw. der Labia majora entstehen, wird während dieser Vorgänge in das Afterdammplateau, den Phalluszapfen und Umbilikalwulst gegliedert.

11) An dem basalen Rande der Uralplatte, dicht vor dem Damm, wird die Uralpforte, Orificium urodaei, geschaffen, indem die Lichtung des Uralsinus bis gegen das Ektoderm der Lippenfläche vordringt und durchbricht.

12) Die Uralpforte liegt an der Basis des Phalluszapfens, der größere, vorerst solide Teil der Uralplatte zieht an der kaudalen Fläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen des Lippengipfels.

13) Bei den weiblichen Schafen und Schweinen erfolgt eine geringfügige Veränderung dieses Formzustandes. Der Abstand des Phallus- bezw. Clitoriszapfens vom Damm bleibt gering. Die Uralpforte erweitert sich etwas auf Kosten der soliden Uralplatte und wird ein längsovaler Spalt, Rima pudendi, deren Ränder wegen der langen Öffnung wie kleine Lippen, Labia minora, erscheinen.

14) Bei den männlichen Schafen und Schweinen aber wird die allezeit kleine Uralpforte samt dem Phalluszapfen durch energisches Wachstum des Dammes weit weg vom After umbilikalwärts verschoben.

15) Zugleich erhebt sich auf dem langen Damme ein niedriger Mediangrat, die Raphe.

16) Die Skrotalwülste der Männchen blähen sich mächtig auf und überwuchern die niedrige Raphe.

17) Der Uralsinus wird allmählich trichterförmig und dann kanalartig als Pars prostatica ausgezogen, weil die Ureteren oralwärts von den Wolffschen Gängen geschoben werden.

Erklärung der Tafeln I—III.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

Az apikale Zone,
Adf Afterdammfeld (Afterdammplateau, Area anoperinealis),
B Basis der Urallippe,
C Cölom,
D Damm,
Eh Epithelhörnchen,
f Schenkelfurche,
g Wolffscher Gang,
h Harnblase,

H Hodensack,
k Schwellkörper,
Ka kaudaler Abfall der Urallippe,
m MÜLLERscher Gang,
M Aftermembran,
n Nabelgegend,
oe Oralecke des Urodäums,
Pa Pars analis recti (Analrohr),
Pf Postanalfurche,
Pg Pfortengang,
Ph Phallushöcker, Phalluszapfen,
Phl Phallusleiste,
Ppu Pars prostatica urethrae,
Pz Postanalzone,
R Rektum,
S Schwanzdarm,
s Schwanzwurzel, ventrale Fläche der Schwanzregion,
Sg Sinusgang,
U Ureter,
Ua umbilikaler Abfall der Urallippe,
Uo Uralpforte,
Up Uralplatte,
Us Uralsinus,
W Umbilikalwulst,
y Symphyse.

Die Zeichnungen aller Längsschnitte sind so orientiert, als sähe der Beschauer auf die linke Seite des stehend gedachten Tieres. Die horizontal gestellte Schwanzwurzel *s* zeigt die dorsale Zone, der Nabel *n* die ventrale Zone des Körpers an.

Tafel I.

Fig. 1. Linke Seitenansicht des Urodäums und der Urallippe eines Schafembryos von 1,4 cm Länge. Nach einem Wachsmodelle (68/1).

Fig. 2. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schweineembryos von 1,4 cm Länge (33/1).

Fig. 3. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schafembryos von 1,9 cm Länge (33/1).

Figg. 4 *a*, *b*, *c*. Querschnitte durch die Urallippe eines Schafembryos von 1,8 cm Länge (16/1), von der Basis zum Gipfel fortschreitend.

Fig. 5 *a*. Oberflächenansicht der Urallippe eines Schafembryos von 1,8 cm Länge. Nach einem Wachsmodelle (37/1).

Fig. 5 *b*. Ansicht der Urallippe des gleichen Embryos von der Seite. Die linke Seitenwand ist entfernt, so daß die Uralplatte sichtbar wird (37/1).

Fig. 6. Neun aufeinander folgende Querschnitte durch das Afterdammfeld eines Schafembryos von 1,8 cm Länge (33/1). 6 *a*. Schnitt durch die postanale Zone. 6 *i*. Schnitt durch die Gegend der Uralpforte.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schweineembryos von 2 cm Länge (33/1).

Fig. 8. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 2,7 cm Länge (16/1).

Fig. 9. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 2,7 cm Länge (16/1).

Fig. 10. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,1 cm Länge (16/1), aus mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 3,5 cm Länge (16/1), aus mehreren Schnitten kombiniert.

Tafel II.

Figg. 12 *a*—*i*. Neun aufeinander folgende Querschnitte durch die Urallippe eines Schafembryos von 2,2 cm Länge (31/1). 12 *a*, Schnitt durch die postanale Zone. 12 *i*, Schnitt durch die Uralpforte.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Urallippe eines Schweineembryos von 2,9 cm Länge (33½/1).

Figg. 15 *a*—*k*. Querschnitte durch die Uralpforte eines Schweineembryos von 2,7 cm Länge (16/1). 15 *a*, Schnitt durch den apikalen Rand. 15 *k*, Schnitt durch den analen Rand der Uralpforte.

Tafel III.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,1 cm Länge (16/1).

Fig. 16. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 3,6 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,9 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 6 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 10 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines Schafembryos von 1,9 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines Schafembryos von 2,5 cm Länge (16,1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines männlichen Schafembryos von 2,9 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 23. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 3,5 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 5 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 25. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 9 cm Länge (12/1), kombiniert.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.